Koch, L., Übersichtliche Darstellung der europäischen Chernetiden. Nürnberg 1873.
Lindemann, Zoolog. Skizzen. (4). Bull. soc. imp. Natural. Moscou t. 37 II. 1864.
Menge, Über die Scherenspinnen (Chernetidae). Schr. d. naturf. Ges. Danzig 1855. Bd. 6.
Poujade, Nouvelles observations sur les mœurs de l'Argyronète. Soc. entom. de France. 6e sér. t. VIII. 1888.

7. Die männlichen Duftorgane der Höhlenheuschrecke Troglophilus.

Von Albin Seliškar, Wien.

(Mit 5 Figuren.)

Eingeg. 27. April 1923.

Die Männchen der Höhlenheuschrecken *Troglophilus cavicola* Kollar und *T. neglectus* Krauß [Orthopt., Stenopelmatidae, Subfam. Rhaphidophorinae] besitzen Duftorgane, deren secretorische Abschnitte als 4 mit einem roten Secret gefüllte Drüsensäcke ausgebildet sind, von denen je 2 in der Intersegmentalhaut zwischen dem 5. und 6. und dem 6. und 7. Abdominalsegment nach außen münden. Sie sind nur besonders differenzierte Abschnitte der Intersegmentalhaut, deren Hypodermis zu einem Drüsenepithel umgewandelt ist. Bei den beiden genannten Arten sind sie im wesentlichen übereinstimmend gebaut, nur erreichen bei *T. neglectus* die einzelnen Teile eine weitergehende Oberflächenentwicklung; auch in der histologischen Struktur sind einige Unterschiede zu bemerken. Bei *T. cavicola* ist die mediane Region der Intersegmentalhaut in der Umgebung des Ausführungsganges nur mäßig in Form eines »Drüsenfeldes« erweitert, während sie bei *T. neglectus* eine bedeutendere Entwicklung erfährt, so daß sie im Ruhezustande oberhalb des Herzens und der Drüsensäcke als ein nach vorn konkaver Bogen von Falten gelagert erscheint und durch Blutdruck zwischen den Tergiten als ein etwa 2,5—3 mm hoher, oben gerundeter, verhältnismäßig umfangreicher Schlauch nach Art eines Handschuhfingers ausgestülpt werden kann.

Von diesen Organen ist am lebenden Tier äußerlich wenig zu sehen. Nur bei *T. cavicola*, besonders bei den hell lehmgelb gefärbten und nur spärlich braun gefleckten Individuen aus dem nördlichsten Verbreitungsareal der Art (Niederösterreich), schimmern sie als unscharf begrenzte, rundliche rote Flecken am 5. und 6. Abdominaltergit hindurch. Auch bei den dunkleren Individuen von *T. cavicola* aus dem Karstgebiet und an dem grünlich nuancierten und dunkel gefleckten *T. neglectus* können sie manchmal wahrgenommen werden, wenn man das Tier gegen eine starke Lichtquelle hält. Am besten bringt man sie schon am ganzen Tier dadurch zur Anschauung, daß

man das betäubte ♂ vorn am Thorax komprimiert und dadurch den Blutdruck im Abdomen erhöht. Durch Anbringen einer Ligatur an den vorderen Abdominalsegmenten kann das Abdomen im gedehnten Zustand festgehalten werden.

Bei *T. cavicola* sieht man nun unter der gedehnten weißlichen Intersegmentalhaut zwischen dem 5. und 6. und dem 6. und 7. Tergit je zwei rote Säckchen von ovalem Umriß, von denen jedes median analwärts in einen trichterförmigen, nach hinten sich verjüngenden Zipfel ausgezogen ist, der an seiner Spitze in die Intersegmentalhaut übergeht. Dieser Abschnitt des Drüsensackes stellt den Ausführungsgang dar; im Ruhezustand ist er zusammen mit der benachbarten Partie der Intersegmentalhaut in das Innere des Sackes eingestülpt.

Wenn man ein ♂ von *T. neglectus* in der angegebenen Weise komprimiert, so glätten sich zuerst die den Tergiträndern zunächstliegenden Falten der Intersegmentalhaut zwischen dem 5. und 6. Abdominalsegment und erheben sich wulstartig; bei weiterem Drücken wachsen diese Wülste immer höher und höher heran, indem sich aus der zwischen ihnen in der Mitte quer verlaufenden Furche der übrige noch gefaltete Teil der Intersegmentalhaut umstülpt und die beiden mit ihr zusammenhängenden roten Drüsensäcke mit sich emporzieht. Schließlich ragt eine hellglänzende Ausstülpung über die Oberfläche des Abdomens hervor, deren oberste gewölbte Kuppe weißlich, ihr größter Teil aber infolge der knapp unterhalb der ausgestülpten Intersegmentalhaut befindlichen, eng aneinanderliegenden Drüsensäcke leuchtend rot erscheint. Den ausgestülpten, die roten Drüsensäcke umhüllenden Teil der Intersegmentalhaut bezeichne ich im folgenden als Duftsack. Beim weiteren Komprimieren des Körpers tritt in ähnlicher Weise auch das 2. Duftorgan zwischen dem 6. und 7. Abdominalsegment und ferner auch der Kopulationsapparat am Hinterende des Abdomens hervor. Die ausgestülpten Duftorgane strömen einen deutlichen, nicht unangenehmen, süßlich aromatischen Geruch aus.

An ausgestülpten Duftorganen läßt sich der Zusammenhang zwischen den Drüsensäcken und dem Duftsack meist deutlich nachweisen (besonders leicht an konservierten und in Tetralin aufgehellten Objekten). Die hier etwa birnförmig erscheinenden Drüsensäcke verengen sich nach oben zu je einem nicht langen Ausführungsgang, der sich unterhalb der oberen Kuppe des Duftsackes trichterartig erweitert und allmählich in die Intersegmentalhaut übergeht. Die beiden Trichter sind mit einer stacheligen Cuticula versehen; sie liegen in einer seichten, queren Einfurchung der oberen Kuppe. Lateral von den Trichtern, an der hinteren, etwas höheren Wölbung des Duft-

sackes und auch seitlich an der Basis setzen sich Retractoren an (Fig. 1).

Nach Eröffnen des Tieres sieht man an der Innenseite der ausgebreiteten Rückendecke die roten Drüsensäcke zu beiden Seiten des Herzens innerhalb der Pericardialhöhle liegen. Sie ruhen auf den Pericardialzellen, die oberhalb der Infracardialmembran an Fasern, die von den sogenannten Flügelmuskeln des Herzens zum Rückengefäß ziehen, angeordnet sind. Bei *T. neglectus* erreichen die Drüsensäcke einen Durchmesser von etwa 2,5—3 mm und übertreffen an Volumen diejenigen von *T. cavicola* um das Doppelte. Sie sind je

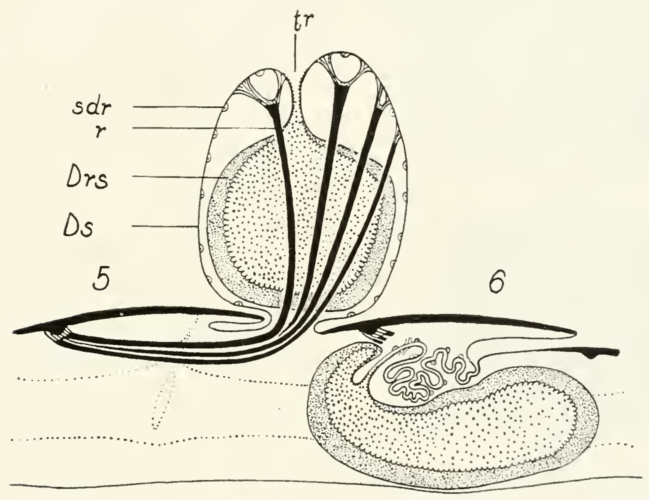


Fig. 1. Duftorgane von *Troglophilus neglectus*. Das 1. Duftorgan ausgestülpt, das 2. in Ruhelage innerhalb der Pericardialhöhle (Herz punktiert, die unterste Linie bedeutet die Infracardialmembran), schematischer Längsschnitt. *5*, *6*, Abdominaltergite; *Ds*, Duftsack; *Drs*, Epithel des Drüsensackes, Secretmasse grob punktiert; *r*, Retractoren (schwarz, die epithelialen Sehnen gestrichelt); *sdr*, Schmierdrüse; *tr*, trichterförmiger Ausführungsgang des Drüsensackes.

nach dem Füllungsgrad verschieden gestaltet; bei kräftigen Männchen stoßen sie aneinander, engen das median verlaufende Rückengefäß etwas ein und wölben die Infracardialmembran ventralwärts ein wenig vor. An überlebenden Präparaten kann festgestellt werden, daß sie vom Blutstrom mitbewegt werden.

An die Duftorgane treten Tracheen, die von dem 7., 8. und 9. Stigmenpaar aufsteigen, heran. An den Drüsensäcken von *T. neglectus* verästeln sie sich viel reichlicher als an denjenigen von *T. cavicola*. Ihre mannigfaltig verzweigten feinsten capillaren Endigungen verlaufen an der Basalmembran. Die Tracheen fungieren auch als ein federnder Aufhängeapparat der Drüsensäcke. — Von dem vorletzten,

4. Abdominalganglion entspringt jederseits ein Nerv, der sich oberhalb der Stigmenlinie in 2 Äste teilt; diese Nervenäste lassen sich bis an die Drüsensäcke verfolgen. Sie versorgen nur die Retractoren mit freien Endigungen; eine Innervation der Drüsensäcke läßt sich nicht nachweisen.

Instruktiv ist auch eine vergleichende Betrachtung von konservierten, in Diaphanol entpigmentierten und in Tetralin aufgehellten Totalpräparaten (Ausschnitten der Rückendecke in der Region des 5. und 6. Abdominalsegments) von der Dorsalseite (Fig. 2). Bei *T. cavicola* ist die longitudinale Segmentalmuskulatur unterhalb des 5. und 6. Segmentes normal ausgebildet, die Drüsensäcke werden durch die medianen Muskelbündel lateral tief, fast bis zur Mitte, eingeschnürt. Die erweiterte Intersegmentalhaut ist in der Ruhelage als eine nach vorn konkave Falte sichtbar, welche die nach innen eingestülpten, knapp an dem innersten Muskelbündel gelegenen Ausführungsgänge verbindet. Am Duftorgan von *T. neglectus* greifen die einzelnen Bestandteile nicht mehr so innig ineinander. Der Bogenfalte von *T. cavicola* entspricht hier eine reichliche Lage von Hautfalten; die hinteren längeren entsprechen dem basalen Abschnitt des Duftsackes, die vorderen kürzeren der oberen Kuppe und die lateralen Umbiegungsstellen der vordersten Falte den beiden Trichtern. Die nächstbefindlichen Muskelbündel (jederseits etwa 7—8 größere) schwenken nach hinten von der Sagittalrichtung medialwärts ab und setzen sich an die Falten des Duftsackes an. Oberhalb des Herzens ist der Faltenbogen eng zusammengedrängt, während er sich seitlich fächerartig erweitert. — Die Drüsensäcke greifen bei *T. neglectus* in der Ruhelage über die Vordergrenze des 5. und 7. Segmentes nach vorn und hinten über, bei *T. cavicola* liegen sie ganz im Bereich der zugehörigen Segmente.

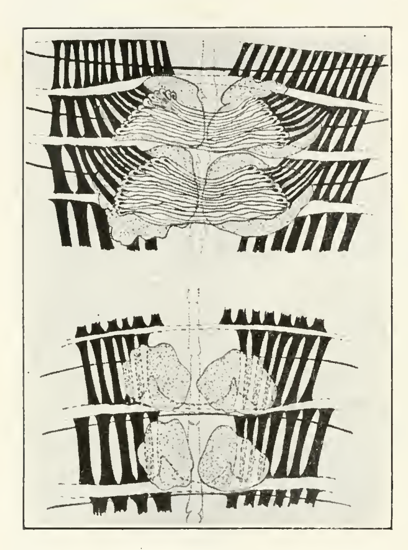


Fig. 2. Rückendecke des Abdomens (5. u. 6. Segment) von oben gesehen; Diaphanol-Tetralin. Oben *T. neglectus*, unten *T. cavicola*. Die Hinterränder der Tergite sind durch kräftige Linien (nur zum Teil ausgezogen), die Segmentgrenzen durch gestrichelte Linien, das Herz durch punktierte Linien angedeutet; longitudinale Muskulatur schwarz. Bei *T. neglectus* oberhalb der Drüsensäcke (punktiert) Falten der Duftsackwand; bei *T. cavicola* sind die Ausführungsgänge in die Drüsensäcke eingestülpt.

Die ausgestülpten Duftorgane von *T. neglectus* hat zuerst wohl E. Graeffe gesehen, wie ich das an einigen von ihm im Gebiet des Triester Karstes gesammelten und in Alkohol aufbewahrten Männchen, die sich gegenwärtig in der Orthopterensammlung des Naturhistorischen Museums in Wien befinden (Nr. 15063), feststellen konnte. Die Etikette trägt die Bemerkung »mit Ausstülpungen!« Weitere Aufzeichnungen oder eine Veröffentlichung darüber finden sich nicht vor. An den 6 ♂ war nur das 1. Duftorgan ausgestülpt. Auch an einem ♂ aus Kroatien ist der 1. Duftsack ausgestülpt; die Drüsensäckchen sind aus ihm schon entfernt worden.

Das Epithel der Drüsensäcke von *T. neglectus* ist stark gefaltet; an Schnitten erscheint es nach außen abwechselnd bogig vorgewölbt und buchtartig eingezogen, nach innen, dem Lumen zu, wie gesägt und gezackt; seine Höhe beträgt 40—70 μ (Fig. 3). Es ist ein festgefügtes Epithel, dessen einzelne Bestandteile sich gegenseitig anpassen und keineswegs eine Selbständigkeit bewahren, wie sie z. B. an den Komplexdrüsen der Coleopteren zu sehen ist. Als mechanische Strukturen sind am Epithel folgende ausgebildet: nach außen eine strukturlose, kernfreie Basalmembran, nach innen eine mit langen, spitzen, an der Basis verdickten Stacheln dicht besetzte Intima (Stachelcuticula), zwischen diesen Grenzflächen sind Stützfasern der Stützzellen ausgespannt. In diese letzteren gehören langgestreckte oder keil- bis nagelförmige Kerne, die ein sehr dichtes Chromatin aufweisen und eine verschiedene Lage innerhalb der Stützzellen einnehmen können. Unterhalb der Cuticula liegen bläschenförmige Kerne von mittlerer Größe, die samt ihren nicht scharf gesonderten Plasmabezirken als Matrix der Cuticula anzusehen sind (Hypodermiskerne), außerdem noch kleine Kanälchenkerne, die den Ausführungskanälchen der Binnenblasen eng anliegen. Den größten Raum nehmen die zwischen die Stützzellen verteilten Drüsenzellen ein. Sie zeigen einen deutlichen Schichtenbau: 1) eine etwa das untere, der Basalmembran zunächstliegende Drittel bis Viertel der Zelle einnehmende basale Zone, die durch ihren Reichtum an basophilen Fibrillen und Körnern

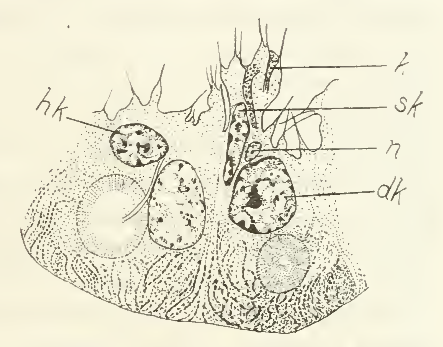


Fig. 3. Epithel des Drüsensackes von *T. neglectus*. Rechts eine in voller Secretionstätigkeit befindliche, links eine bereits in Degeneration begriffene Drüsenzelle. *dk*, Kern der Drüsenzelle; *hk*, Hypodermiskern; *k*, Ausführungskanälchen; *n*, Kanälchenkern; *sk*, Kern der Stützzelle. Vergr. 750 ×.

gekennzeichnet ist, 2) eine obere Zone mit körneligem und wabigem Plasma, in dem der Drüsenzellkern und die radiärgestreifte Binnenblase liegen. Mitunter ist die Grenze zwischen den beiden Zonen scharf ausgeprägt; sie kommt dadurch zustande, daß die von der Basalmembran aufwärtsziehenden, einander parallelen Fibrillen in gleicher Höhe enden und derart das Vorhandensein einer Membran vortäuschen. Der Kern ist oval bläschenförmig, mit der 14 μ messenden Längsachse meist senkrecht zu den Grenzflächen gestellt; sein Chromatin zeigt je nach der Secretionsphase einen verschiedenen Zustand. An offenbar in voller Tätigkeit befindlichen Zellen ist das Chromatin scharf ausgeprägt und intensiv basichromatisch; von dem Nucleolus scheinen sich basichromatische Brocken abzuspalten und an die Peripherie des Kerns zu wandern. In degenerierenden Zellen ist es dagegen blaß und weitgehend gelockert. Knapp oberhalb der Grenze zwischen den beiden Zonen liegt die radiärgestreifte Binnenblase (Secretionsblase). Sie ist annähernd kugelförmig, mit einem Durchmesser von 9—11 μ und besitzt eine kugelige oder birnförmige centrale Ampulle, die sich in ein chitinöses Kanälchen fortsetzt. Das Kanälchen ist am Ursprung eine kurze Strecke von einer Hülle hyalinen Plasmas umgeben, beschreibt einige Windungen innerhalb der Zelle (in der Länge kommt es der doppelten Zellhöhe fast gleich) und mündet mit einer trichterartigen Erweiterung meist mit mehreren andern zusammen auf papillenartigen Vorragungen des Epithels. Die Binnenblase ist außen von einer zarten Membran umgeben, in der feinste Poren vorhanden sind, durch die radiäre Plasmastrahlen aus dem umgebenden Plasma hindurchtreten und sich ununterbrochen bis zur centralen Ampulle fortsetzen. Diese selbst scheint allerdings nicht eine besondere Membran zu besitzen, wenigstens an secernierenden Blasen sind ihre Grenzen verwischt.

Die Secretionsvorgänge nehmen ihren Beginn in der basalen Zone. Von den basophilen Fibrillen werden kleine Vacuolen umschlossen, in denen man dunklere Massen mit einem basichromatischen Centralkorn vorfindet. Diese Gebilde nehmen weiterhin an Masse zu, nach und nach treten in ihnen spiralig angeordnete basophile Knötchen auf. Diese dichten spiraligen Knäuel lockern sich auf und liefern schließlich Bündel von mehr oder weniger parallel verlaufenden Secretfibrillen, die wesentlich aus dicht aneinander gereihten länglichen, basophilen Körnern bestehen. Die Secretfibrillen dringen in die obere Zone vor und legen sich bogenförmig den Binnenblasen an. Die basophilen Tröpfchen scheinen an den radiären Plasmastrahlen in das Innere der Blasen zu fließen, werden innerhalb der Blasenwand blasser und verfließen in den centralen Ampullen zu größeren Tropfen. Den

Binnenblasen kommt wahrscheinlich die Bedeutung eines chemischen Umsatzortes zu; vielleicht erfolgt in ihnen eine zymogene Spaltung des rohen Secretes. Es wäre aber auch die Annahme naheliegend, daß schon die bestimmt gestaltete, beträchtliche innere Oberfläche der Blasen die Umwandlung des Secretes katalytisch beschleunigt, ähnlich wie sich die Geschwindigkeit einiger chemischer Prozesse als von der Beschaffenheit der Gefäßwände abhängig erwiesen hat. In den Mündungen der Kanälchen erscheint das Secret bereits in Form kleiner Tröpfchen, die eine hellgelbe Eigenfarbe aufweisen. Das Secret verfließt vor den Mündungen zu laibförmigen, konzentrisch geschichteten Massen oder zu unregelmäßigen großen Tropfen oder ragt in Form von Hörnchen aus den Mündungen hervor. Das unbehinderte Austreten der Secrettröpfchen aus den Mündungen wird durch den dichten Stachelbesatz der Cuticula gewährleistet, der sich der schweren kompakten Secretmasse entgegenstemmt und zwischen den Spitzen der Stacheln und der Intima eine freie Randzone schafft. Außerdem dürfte der Stachelbesatz auch eine mechanische Schutzvorrichtung darstellen, da durch die zahlreichen Stacheln die Reibungsfläche zwischen der verhältnismäßig beträchtlichen Secretmasse und dem Epithel gewissermaßen in eine Unzahl von diskontinuierlichen Punkten aufgesplittert wird. Das frische, hellgelbe Secret gelangt an den Stacheln zum Rand der kompakten Secretmasse und verschmilzt mit ihr. Das fertige Secret ist rein oxychromatisch; es ist ein wasserlöslicher Eiweißstoff, in dem Bläschen eines leicht flüchtigen Riechstoffes eingeschlossen sind. Die rote Farbe des Secretes dürfte von dem im Eiweiß suspendierten Duftstoff herrühren. Das Secret besitzt einen süßlichen Geschmack.

In den Drüsenzellen konnten Regenerationsvorgänge, wie sie an den Drüsenzellen der Komplexdrüsen der Käfer beschrieben worden sind, nicht beobachtet werden. Die Drüsenzellen fallen anscheinend bald der Degeneration anheim. Diese äußert sich in der starken Vacuolisierung der basalen Zone und ihrer Verarmung an Secretfibrillen, zugleich erweitern sich auch die centralen Ampullen der Binnenblasen (Fig. 3, links). Letztere dehnen sich allmählich und können manchmal beträchtliche Dimensionen erreichen. Es kommt auch vor, daß solche Binnenblasen platzen und das noch enthaltene hellgelbe Secret ins Plasma entleeren. Oft vereinigen sich die sich auflösenden Binnenblasen und die erweiterten Vacuolen der basalen Zone zu gemeinsamen Hohlräumen, deren Fortschreiten an den Stützzellen einen Halt findet. Derartig vacuolisierte Zellen treten oft in der Nähe ganz normaler Drüsenzellen auf oder sind mit ihnen durch Übergänge verbunden, so daß Zerstörungen durch Präparation nicht anzunehmen sind.

Gegen den Trichter zu nimmt das Epithel der Drüsensäcke an Höhe allmählich ab, die Drüsen- und Stützzellen werden seltener, schließlich bleibt nur eine gewöhnliche Hypodermis übrig, die zu einer verhältnismäßig dicken, mit feinen, einfachen Stacheln versehenen Cuticula gehört. Zwischen den Stacheln des Ausführungsganges und des Trichters sammelt sich das Secret in Form feinster Tröpfchen an. Dem Stachelbesatz des Trichters kommt also die Bedeutung einer besonderen Oberflächenvergrößerung zur Besorgung einer raschen Verdunstung der zwischen die Stacheln gelangten Secrettröpfchen zu.

Der histologische Bau der Duftsackwand entspricht im wesentlichen dem einer gewöhnlichen Intersegmentalhaut. Zwischen die gewöhnlichen Hypodermiszellen sind größere, nach innen halbkugelig vorspringende, mit Binnenblasen und stark gewundenen Ausführungskanälchen versehene einzellige Schmierdrüsen eingeschaltet, deren Secret ein feines Flüssigkeitshäutchen liefert, mit dem der Duftsack überzogen ist und das zur Verminderung der Reibung beim Aus- und Einstülpen dient. — Die Insertion der Retractoren an die Duftsackwand ist eine indirekte. Die epitheliale Sehne, die sich von der Hypodermis ableitet und aus parallel verlaufenden Bündeln von Tonofibrillen besteht, ist an den an die obere Kuppe der Drüsensackwand sich ansetzenden Retractoren meist gabelig gespalten und bedeutend verlängert; die Enden der geteilten Sehnen setzen sich an voneinander ziemlich weit entfernten Stellen der Duftsackwand an. Oralwärts inserieren die Retractoren mittels kurzer, straffer Sehnen an der queren Verdickungsleiste am Vorderrand des 5. bzw. 6. Tergits (Fig. 1).

Das Drüsensackepithel von *T. cavicola* unterscheidet sich von dem der verwandten Art durch eine gewisse Zartheit, geringere, fast kaum auftretende Faltung, weniger deutliches Hervortreten der Stützzellen und der basalen Zone in den Drüsenzellen. Die Kerne der Stützzellen, die Hypodermis- und Kanälchenkerne sind zum größten Teil an die Stachelcuticula verlagert und sind von verschiedener, durch die wechselseitige Lage bestimmter Form. Die Kerne der Drüsenzellen liegen mit ihren Längsachsen parallel zur Basalmembran. Die Secretion scheint hier noch früher abgeschlossen zu sein als bei *T. neglectus*, da man an erwachsenen Männchen fast nur bereits mehr oder weniger vacuolisierte Drüsenzellen antrifft. Der Übergang in die Intersegmentalhaut ist ein ziemlich unvermittelter. Der ins Innere eingestülpte Ausführungsgang ist gefaltet und verschließt durch das Ineinandergreifen der Falten im Ruhezustand den Drüsensack. In der erweiterten Intersegmentalhaut (»Drüsenfeld«) kommen ebenfalls Schmierdrüsen vor.

Entwicklung der Duftorgane. Die Anlagen der Duftorgane können bei *T. neglectus* schon in den jüngsten Larvenstadien angetroffen werden, während sie bei *T. cavicola* erst in einem späteren Stadium ziemlich plötzlich erscheinen. Sie sind säckchenförmige Einwucherungen der intersegmentalen Hypodermis am Hinterrand des 5. und 6. Segments. Jedes Säckchen ist in einen vom Fettkörper gebildeten Mantel verpackt. Die engen Ausführungsgänge ihrer Lumina sind von einem Chitinpfropf (dem innersten Teil der intersegmentalen Cuticula) verlegt. Die Säckchen liegen ursprünglich — bei *T. cavicola* immer — mit den Längsachsen in der Querrichtung des Körpers, bei *T. neglectus* differenziert sich bei älteren Larven der Übergangsteil in die gewöhnliche intersegmentale Haut zur Duftsackanlage, wird vielfach gefaltet und zieht die Säckchen mit sich fort, so daß diese mit ihren Längsachsen schief von vorn lateral nach hinten medial zu liegen kommen. Dadurch werden auch die benachbarten Bündel der longitudinalen Muskulatur in eine schiefe Lage gebracht.

Nach dem Grad der histologischen Ausbildung des larvalen Epithels können 3 Stadien unterschieden werden: das Wachstumsstadium, das Ruhestadium, das Stadium der histologischen Differenzierung. Im jüngsten untersuchten Stadium (*T. neglectus*) weist das Epithel bereits eine beträchtliche Höhe auf; seine Anlage erfolgt entweder bereits an Embryonen, die bisher nicht untersucht wurden, oder aber postembryonal während einer kürzesten Zeit. Das Epithel besteht aus senkrecht zu den zarten Grenzflächen (Basalmembran und Intima) angeordneten dichten Reihen von bläschenförmigen Kernen, die von spärlichem Plasma umgeben sind. Das Plasma ist von Fibrillen durchsetzt und tritt nur gegen das Lumen zu als besondere Plasmaschicht gegenüber der Kernschicht selbständiger hervor. Das Wachstumsstadium ist hauptsächlich durch die rege Kernteilung charakterisiert; die Teilungsvorgänge spielen sich in der Plasmaschicht ab. Bei den Teilungen werden große Nucleolen in verschiedenen Zustandsformen ausgestoßen (bald oxy-, bald basi-, bald amphichromatisch). Die Nucleolen verbleiben offenbar längere Zeit im Plasma, nehmen an Volumen zu und zeigen dann einen ganz bestimmten centrischen Bau, einen rundlichen basophilen Körper, der von einer oxyphilen Masse und einem verschieden gestalteten basichromatischen Mantel umgeben ist (Fig. 4). Die äußersten Schichten werden aufgelöst, teils scheinen die Nucleolen auch in das Lumen des Säckchens ausgestoßen zu werden, in dessen körneligem oxychromatischen Inhalt sie sich allmählich auflösen. Jedenfalls bleiben aber die centralen Teile einer größeren Anzahl von Nucleolen auch noch in späteren Stadien erhalten. — Im Ruhestadium werden die Kernteilungen abgeschlossen,

und die ersten Anfänge einer Plasmadifferenzierung machen sich bereits bemerkbar (Auftreten von kurzen Stachelfortsätzen an der Intima, schärfere Sonderung der senkrechten Kernreihen). Das Stadium der histologischen Differenzierung zeigt mehrere Phasen, die wahrscheinlich sehr schnell zur Zeit der letzten Häutung oder knapp vor ihr ablaufen; von diesen sind bisher nur einige zur Beobachtung gelangt. Das bisher unregelmäßig gefaltete Säckchen dehnt sich und nimmt eine bestimmtere Gestalt an, die Kernreihen werden gelockert und das Plasma tritt auch in der Kernschicht deutlicher hervor. Die Stacheln der Intima erreichen bereits frühzeitig eine beträchtliche Länge. Später erfolgt unter gleichzeitiger Volumzunahme des Plasmas eine Umordnung und Differenzierung der ursprünglich gleich großen Kerne. In den langgestreckten Drüsenzellen ist die Scheidung in eine basale und eine obere Zone bereits angedeutet, in den großen Drüsenzellkernen ist eine lebhafte Teilung der Nucleolen zu bemerken. Die Binnenblasen leiten sich wahrscheinlich von den im Wachstumsstadium ins Plasma ausgetretenen centrisch gebauten Nucleolen ab, die entweder die Binnenblasen gewissermaßen im präformierten Zustand einschließen oder doch ein dynamisches Centrum zu ihrer Bildung liefern. Die Nucleolen würden sich somit mit den Centralkörperchen, von denen ebenfalls radiäre Plasmastrukturen ihren Ursprung nehmen können, vergleichen lassen. In bestimmten Phasen zeigen die persistierenden Nucleolen Formzustände, die von den noch undifferenzierten Nucleolen zu ausgebildeten Binnenblasen als Übergangsstadien hinüberleiten. Der rundliche, basophile centrale Körper entspricht der späteren centralen Ampulle. Das Kanälchen entsteht wahrscheinlich als chitinöse Verfestigung der Wände einer röhrchenförmigen Höhlung, die im Plasma von einem aus der Centralampulle der Binnenblase zur Intima aktiv auswandernden chromatischen Körper gebildet wird.

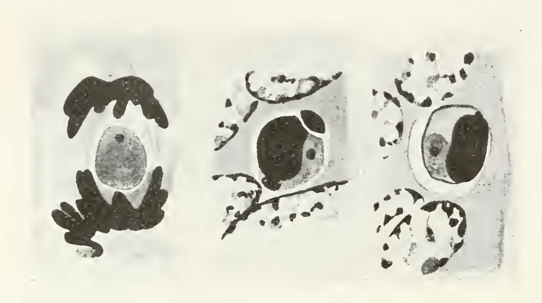


Fig. 4. Nucleolen aus dem Epithel der larvalen Anlage des Drüsensackes von *T. neglectus*. Links ein noch innerhalb der Spindel befindlicher Nucleolus, rechts zwei bereits längere Zeit frei im Plasma liegende Nucleolen. Vergr. 1400 ×.

An frisch gehäuteten Männchen von *T. cavicola* (die letzte Häutung scheint regelmäßig in den Monaten Dezember und Januar zu erfolgen) ist das Drüsensackepithel bereits fertig ausgebildet. Bei

T. neglectus konnte die letzte Häutung nicht beobachtet werden, sie dürfte wahrscheinlich ins Frühjahr fallen. Jedenfalls geht die histologische Differenzierung sehr schnell vor sich, wie das von Casper für die Komplexdrüsen von *Dytiscus* festgestellt wurde, die in einigen Tagen zur vollen Entwicklung gelangen.

Biologische Bedeutung der Duftorgane. Ein spontanes Ausstülpen der Duftorgane wurde bei *T. neglectus* beobachtet; wie und wann das ♂ von *T. cavicola* die Drüsenfelder spontan vortreten läßt, ist mir trotz reichlicher Beobachtung bis jetzt noch unbekannt. Das Ausstülpen der Duftorgane läßt sich leicht an frisch gefangenen Tieren im Herbst (September, Oktober) nach Eintritt der Dunkelheit beobachten. Das ♂ läuft erregt im Behälter umher, bewegt lebhaft



Fig. 5. *T. neglectus* ♂ mit ausgestülptem 1. Duftorgan. Vergr. 1,5 ×.

die Antennen und die vorgestreckten langen, am Ende keulig verdickten Maxillarpalpen, dann und wann wird plötzlich das 1. Duftorgan für einige Sekunden ausgestülpt und wieder plötzlich eingezogen, oft auch nur bis zur halben Höhe (Fig. 5). Ein spontanes Ausstülpen des 2. Duftorgans konnte ich nie beobachten; auch an den Graeffeschen Exemplaren ist nur das 1. Duftorgan ausgestülpt. An den beigegebenen Weibchen konnte eine Reizbeantwortung nicht festgestellt werden. Wohl aber wurde beobachtet, daß das ♀ die Region des 5. und 6. Abdominalsegments des ♂, wenn die Duftorgane noch eingestülpt sind, mit den Maxillarpalpen lebhaft beklopft (Geruchsrezeption) und dem sich entfernenden ♂ nachfolgt. — Nach Erschlaffen der Muskulatur werden von sterbenden und narkotisierten Männchen (jedoch nicht immer) die beiden Duftorgane ausgestülpt. Daß diese Organe von den Männchen zur Nachtzeit, wenn sie ihre Unterschlupfswinkel in den Höhlen verlassen und ihrer Nahrung in der nächsten Umgebung der Höhlen nachgehen, sehr häufig ausge-

stülpt werden, beweist das fast regelmäßige Vorkommen von Fremdkörpern (Detritus- und Erdteilchen, Farnsporen) in den Falten der Duftsackwand.

Den Duftorganen kommt wohl die Bedeutung eines Reizapparates bei der Begattung zu, worauf man schon aus den Beobachtungen über tergale Drüsenorgane bei *Tachycines*, *Oecanthus* und *Blattella* schließen kann (Boldyrev, Gerhardt, Wille). Die Begattung wird bei diesen Tieren durch Liebesspiele von seiten des Männchens eingeleitet (zitternde Bewegungen und rhythmische Stöße des Körpers, Aufklappen der Flügel, Dehnung des Abdomens, Vortretenlassen der Drüsengruben), das Weibchen geht auf das begattungslustige Männchen zu, besteigt von hinten her den Rücken des Männchens, betastet die Drüsengruben mit Antennen und Palpen und leckt das Secret der Drüsengruben. Durch eine nach hinten gerichtete, ruckweise erfolgte Bewegung des Männchens kommt es zur Vereinigung der Geschlechtsöffnungen bzw. zur Einbringung der Spermatophore in die Vulva des Weibchens. Auch bei einigen andern Locustiden und Grylliden wird die Dorsalfläche des Männchens vom Weibchen vor der Copulation beleckt und benagt; reizauslösend wirkt dabei wahrscheinlich das Secret einzelliger, nicht bestimmt lokalisierter Hautdrüsen. Bei *Tachycines*, *Oecanthus* und einigen Locustarien ohne lokalisierte Drüsenorgane ist ein länger dauerndes Belecken und Benagen der Rückenfläche des Männchens als Nachspiel der Begattung beobachtet worden. Nach vorsichtigem Entfernen des Männchens zur Zeit des Nachspieles wird vom *Oecanthus*-♀ die Spermatophore sofort verzehrt; Boldyrev bezeichnet daher die Hancocksche Drüse auf dem Metanotum des Männchens von *Oecanthus* als »spermaschützende Drüse«, deren Secret das Weibchen vor einem vorzeitigen Auffressen der Spermatophore abhalten soll. — Die Begattung bei *Troglophilus* zu beobachten ist mir zwar ebensowenig gelungen wie seinerzeit Gerhardt (wohl aber konnte ich eine Anzahl von ♀ mit frischen Spermatophoren erhalten), doch scheint die Annahme berechtigt zu sein, daß die Duftorgane von *Troglophilus* in ähnlicher Weise wie die Drüsenorgane der oben erwähnten Orthopteren in der einleitenden Phase der Begattung einen Reiz auf das Weibchen ausüben und es zum aktiven Besteigen des Männchens veranlassen. Vielleicht übt bei der etwas kleineren, in einem höheren Grad an den Aufenthalt in den Höhlen angewiesenen Art *T. neglectus*, bei der die Duftorgane viel ansehnlicher entwickelt sind, der Duftstoff eine Wirkung auch auf eine größere Entfernung hin aus, so daß die Duftorgane dieser Art mit den Duftorganen der höheren Insekten vergleichbar wären. Eine besondere Bedeutung beim Nach-

spiel der Begattung (wie der »spermaschützenden Drüse« von *Oecanthus*) dürfte ihnen kaum zukommen, da die Überführung des Spermas aus der Spermatophore in das Receptaculum seminis des Weibchens durch eine andre Einrichtung sichergestellt ist. Die Spermatophoren, die bei beiden Arten im Bau wesentlich übereinstimmen und derjenigen von *Tachycines* (Boldyrev, Gerhardt) gleichen, sind vor dem vorzeitigen Auffressen seitens des Weibchens durch den Besitz einer oralwärts von der Spermatophore angebrachten Freßsubstanz (Gerhardt, Spermatophylax Boldyrev) in Form von zwei lateralen, mehr oder weniger zu einem einheitlich erscheinenden Ballen vereinigten Eiweißklumpen geschützt. Erst nach dem Auffressen des Spermatophylax (was verhältnismäßig lange Zeit, 2—3 Stunden, dauern kann) wird auch die bereits entleerte Spermatophore verzehrt; wenn aber der Spermatophylax künstlich beseitigt wird, so wird die Spermatophore samt Spermien sofort aufgefressen. — Die Fortpflanzungszeit von *T. cavicola* fällt nach meinen bisherigen Beobachtungen in das Frühjahr (März—Mai), diejenige von *T. neglectus* in den Herbst (September—November).

Um über die Frage nach der systematischen und artgeschichtlichen Bedeutung der Duftorgane ins klare zu kommen, untersuchte ich zunächst einige Vertreter der zweiten in Europa einheimischen Höhlenheuschreckengattung *Dolichopoda* (*D. palpata*, *D. p. azami*, *D. linderi*) auf das Vorhandensein von Drüsenorganen. Die Untersuchung, die am Alkoholmaterial des Naturhistorischen Museums in Wien vorgenommen wurde, ergab keine positiven Resultate, obwohl man aus einer vorläufigen Mitteilung von Boldyrev (1914) über die Begattung von *D. euxina* auf das Vorhandensein eines Drüsenorgans beim Männchen schließen könnte. Beim Männchen von *T. asynamorus*, der bekannten sogenannten »japanischen Höhlenheuschrecke«, ist der mediane Abschnitt der Intersegmentalhaut zwischen dem 1. und 2. Abdominalsegment in ein Drüsenepithel umgewandelt, dessen Secret auf das Weibchen einen Reiz ausübt (Gerhardt).

Die Untersuchung einer Anzahl von exotischen Stenopelmatiden ergab ebenfalls keine Resultate. Wohl kommen den Männchen einiger Gattungen (*Tachycines*, *Diestrammena*, *Rhaphidophora*, *Brachyporus*) sekundäre Geschlechtsmerkmale zu, hauptsächlich dornartige und lappenförmige Fortsätze des Hinterrandes des 7. oder des nächstfolgenden Abdominaltergits, deren Bedeutung unbekannt ist; auch sind sie nur bei bestimmten Arten entwickelt. Von Interesse ist dagegen die Tatsache, daß die Männchen der nordamerikanischen Höhlenheuschrecken, *Hadenoecus subterraneus* Scudd. und *Ceuthophilus maculatus* Harris., ausstülpbare Drüsenorgane besitzen. Bei

Hadenoecus sind sie als zwei laterale schlauchförmige, hypodermale Gebilde der Intersegmentalhaut zwischen dem 9. und 10. Abdominalsegment ausgebildet, die in der Ruhelage in den hinteren Teil der Perivisceralhöhle eingestülpt sind und nach den Beobachtungen von Packard und Garman als etwa 1 cm lange, spitz endigende Schläuche ausgestülpt werden können. Packard hat sie ursprünglich irrtümlich als parasitische Pilze gedeutet. Das Epithel der Drüsenschläuche weist ziemlich schmale Stütz- und Drüsenzellen mit Binnenblasen und Ausführungskanälchen auf; die Cuticula ist verhältnismäßig dick und mit spärlichen einfachen Stacheln besetzt. An die Schläuche setzen sich besondere Retractoren an. Beim Ausstülpen der Schläuche kommt die Intima an die Oberfläche zu liegen; darin weisen also die Drüsenorgane von *Hadenoecus* primitivere Verhältnisse als diejenigen von *Troglophilus* auf, an denen die Sonderung in einen secretbereitenden und einen secretausführenden Abschnitt (bzw. einen die Ausführungsöffnung über die Körperoberfläche erhebenden Duftsack) weiter vorgeschritten ist. Wie die Duftorgane von *Ceuthophilus* beschaffen sind, läßt sich aus der kurzen Mitteilung von Packard nicht klar erkennen (»In this insect the two alluring glands are rounded at rest«), sie dürften den Drüsenorganen von *T. neglectus* nahekommen.

Schon ein Vergleich der bereits bekannten Drüsenorgane der Stenopelmatiden (*Tachycines* zwischen dem 1. und 2. Abdominalsegment, *Hadenoecus* zwischen dem 9. und 10. Segment, *Troglophilus* zwischen dem 5. und 6. und dem 6. und 7. Tergit, *Ceuthophilus* ebenfalls in der hinteren Abdominalregion) spricht dafür, daß diese Organe nicht auf besondere lokalisierte Anlagen der Urformen zurückgeführt werden können und der Lage nach nicht homolog sind. Wohl sind sie einander und ähnlichen Drüsenorganen andrer Insekten insofern homolog, als sie sämtlich hypodermalen Ursprungs sind, überdies dürften sie als Reizorgane bei der Begattung in der Funktion übereinstimmen. Auch die scheinbaren Homologien in bezug auf die Lage (Stinksäckchen von *Blatta orientalis* und Duftorgan der Honigbiene zwischen dem 5. und 6. Abdominaltergit, ausstülpbare Duftorgane von *Bittacus apterus* ♂ zwischen dem 6. und 7. und dem 7. und 8. Abdominaltergit; ferner die an zwei aufeinanderfolgenden Segmenten auftretenden Drüsenorgane von *Forficula*, *Blattella*, *Corydia*, Larven und Nymphen der Heteropteren) lassen sich bei näherer Untersuchung als Erscheinungen deuten, die durch die Ethologie und den Körperbau der betreffenden Form bedingt sind. Folglich dürfen mit Recht auch die Duftorgane der Höhlenheuschrecken als eine Anpassungserscheinung an die nächtliche

Lebensweise und den Aufenthalt in dunklen Räumen angesehen werden, und das um so mehr, als entsprechende Organe bei Orthopteren gerade an ausgesprochenen Dunkeltieren in Erscheinung treten. Wenn man die Stenopelmatiden, an denen Drüsenorgane bekannt sind, nach ihren plastischen und ethologischen Anpassungserscheinungen an den Aufenthalt in Höhlen und höhlenähnlichen finsteren Räumen in eine Reihe bringt, etwa: *Tachycines*—*Troglophilus cavicola*—*T. neglectus*—(*Ceuthophilus*)—*Hadenoecus*, so stimmt mit der vorgenommenen Seriierung auch der fortschreitende Ausbildungsgrad der Drüsenorgane überein, indem bei den ausgesprochenen Höhlenbewohnern *T. neglectus*, und noch mehr bei *Hadenoecus*, die Drüsenorgane eine besondere Oberflächenentwicklung aufweisen. Diese Volumzunahme dürfte mit der an Höhlenarthropoden allgemein in Erscheinung tretenden Verlängerung der Fühler und Extremitäten in eine Linie zu stellen sein und zusammen mit ihnen von denselben Faktoren abhängen.

Die Kenntnis der geographischen Verbreitung der europäischen und westasiatischen Stenopelmatiden (*Troglophilus*, *Dolichopoda*) gibt uns einige von diesen Faktoren an die Hand. Es läßt sich nachweisen, daß die gegenwärtigen, vielfach nicht mehr zusammenhängenden Verbreitungsgebiete der beiden Gattungen einerseits von der Festlandsgestaltung im Tertiär und anderseits von dem Vordringen des eiszeitlichen Vergletscherungsgebietes bestimmt worden sind. Die europäischen und westasiatischen Höhlenheuschrecken sind als Relicte einer tertiären hygro- oder skotophilen Fauna zu betrachten, die in den Höhlen zusammen mit einigen andern Höhlentieren eine Zufluchtsstätte gefunden haben. In ähnlicher Weise ist diese Ansicht hinsichtlich *Troglophilus* schon von Chopard geäußert worden. Die Paläontologie liefert zwar für Stenopelmatiden kein Beweismaterial, wohl sind aber miocäne Reste einer nahestehenden Locustarienfamilie, der Gryllacriden, aus Mitteleuropa bekannt (Handlirsch). Der Zusammenhang von Europa und Nordamerika im Tertiär erklärt auch das Vorkommen der nahe verwandten Gattungen *Ceuthophilus* im nearktischen und *Troglophilus* im paläarktischen Gebiet. Vielleicht sind in der durch geologische Umwandlungen herbeigeführten räumlichen Isolierung der Formen und dem zwangsmäßig herbeigeführten Gebundensein an den Aufenthalt in finsteren Räumen mit ebenmäßigen Lebensbedingungen Faktoren zu suchen, welche die Entwicklung von besonderen Drüsenorganen, die eine bestimmte Orientierung des Weibchens bewirken dürften, gefördert haben. — Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. B. Hatschek, Herrn Prof. Dr. H. Joseph und

Herrn Doz. Dr. O. Storch für die Unterstützung und Förderung meiner Arbeiten meinen besten Dank auszusprechen. Zu vielem Dank bin ich auch Herrn Prof. Dr. R. Ebner verpflichtet, ebenso auch der Direktion der zoologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien und Herrn Dr. L. Chopard in Paris für die Überlassung von Vergleichsmaterial.

Wien, II. Zool. Institut der Universität, Mitte April 1923.

Literatur.

Boldyrev, V. Th., Begattung und Spermatophoren bei *Tachycines asynamorus* Adelung. Rev. Russe Entom. XII. No. 3. 1912.

—— Über die Begattung und die Spermatophoren bei Locustodea und Gryllodea. Rev. Russe Entom. XIII. 1914.

Casper, A., Die Körperdecke und die Drüsen von *Dytiscus marginalis* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 107. 1913.

Chopard, L., Description d'une espèce nouvelle du genre *Troglophilus*. Bull. Soc. Ent. France 1921.

Garman, H., On a singular gland possessed by the male *Hadenoecus subterraneus*. Psyche vol. 6. 1891.

Gerhardt, U., Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 35 u. 37. 1913, 1914.

Handlirsch, A., Paläontologie, in: Schröders Handb. d. Entomologie. Bd. III. Jena 1921.

Packard, A. S., The Cave Fauna of North-America. Mem. nation. Acad. Washington. vol. 4. 1889. (pl. XVII. fig. 3.)

—— The eversible repugnatorial scent glands of Insects. Journ. New-York Ent. Soc. vol. 3. 1895.

8. Über zwei norddeutsche Trichoniscus-Männchen der pusillus-Gruppe und den Artbegriff Trichoniscus pusillus (Brdt., B. L.) Sars.

Von Dr. Werner Herold, Swinemünde.

(Mit 2 Figuren.)

Eingeg. 1. Mai 1923.

Die von Brandt[1] erstmalig unter dem Namen *Trichoniscus pusillus* beschriebene Zwergassel ist in der Folgezeit als Faunenglied der verschiedensten Teile Europas (und Nordamerikas) genannt worden. Die Identifizierung erfolgte durch die älteren Isopodenforscher im wesentlichen nach der äußeren Körpergestalt, also nach einer, wie wir seit den Arbeiten Lereboullets wissen, bei dieser Tiergruppe durchaus unzureichenden Methode. Für die Trichonisciden im besonderen hat Weber[2] zum ersten Male feinere morphologische Merkmale, die Mundgliedmaßen und männlichen Geschlechtsmerk-

[1] Brandt, J. F., Conspectus Monographiae Crustaceorum Oniscoidorum Latreilli. In: Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou vol. VI. 1833.

[2] Weber, M., Anatomisches über Trichonisciden. In: Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. XIX. S. 579—648. Taf. XXVIII, XXIX. 1881.